

(Aus dem physiologischen Institut der Universität Jena.)

## Der Erregungsvorgang in der Magenmuskulatur nach Versuchen am Frosch- und am Vogel- magen.

Von

**Hans Stübel.**

(Mit 2 Textfiguren und Tafel III und IV.)

Während die mechanischen Leistungen der glatten Muskeln von jeher Gegenstand eines eingehenden Studiums gewesen sind, kennen wir erst seit kurzer Zeit auch elektromotorische Wirkungen dieses Gewebes, welche bis jetzt nur an verhältnismässig wenigen Objekten festgestellt worden sind. Fuchs<sup>1)</sup> hat gezeigt, dass bei den Kontraktionen verschiedener glattemuskuliger Organe wirbelloser Tiere Aktionsströme entstehen. E. Th. von Brücke<sup>2)</sup> wies zuerst Aktionsströme an glatten Muskeln von Warmblütern, dem Musculus retractor penis des Hundes und dem Ureter, nach. Am Retractor penis laufen rhythmische Aktionsstromwellen über den Muskel hin, während er sich im Zustande tonischer Kontraktion befindet. Hier konnte also zum ersten Male gezeigt werden, dass der Tonus eines glattemuskuligen Organes in Rücksicht auf die Diskontinuität seiner elektromotorischen Wirkung als ein dem Tetanus quergestreifter Muskeln analoger Vorgang aufzufassen ist. Die hemmenden und

1) Fuchs, Die elektrischen Erscheinungen am glatten Muskel. Sitzungsberichte d. physik.-med. Sozietät in Erlangen Bd. 40. 1908. Pflüger's Arch. Bd. 136 S. 65. 1910.

2) E. Th. von Brücke, Beiträge zur Physiologie der autonom innervierten Muskulatur. I. Die elektromotorischen Wirkungen des Musculus retractor penis im Zustande tonischer Kontraktion. Pflüger's Arch. Bd. 133 S. 313. 1910. — II. Die Aktionsströme der Uretermuskulatur während des Ablaufes spontaner Wellen. Pflüger's Arch. Bd. 133 S. 341. 1910. — III. Über die Wirkungsweise der fördernden und hemmenden Nerven. Pflüger's Arch. Bd. 136 S. 502. 1910.

fördernden Nerven des Retractor penis wirken auf den elektrischen Vorgang in demselben Sinne wie auf den mechanischen ein. Diese grundlegenden Untersuchungen haben uns gezeigt, dass zwischen glatter und quergestreifter Muskulatur in bezug auf die elektromotorische Wirkung kein prinzipieller Unterschied besteht, wie man früher vielfach anzunehmen geneigt war, sie haben aber ferner auch darauf hingewiesen, dass das Studium der elektrischen Erscheinungen glatter Muskeln ein wertvolles Hilfsmittel für die Erkenntnis des Erregungsablaufes in diesem Gewebe und damit auch für seine Funktionsweise ist. Es dürfte daher die Erforschung der elektrischen Erscheinungen glatter Muskeln auch für die spezielle Physiologie der verschiedensten Organe von Bedeutung werden.

Im folgenden will ich kurz über einige Versuche berichten, die ich zum Zwecke des Studiums der elektromotorischen Erscheinungen am Magen unternommen habe.

Die ersten Versuche stellte ich am Magen des Frosches an, indem ich mit unpolarisierbaren Baumwollfadenelektroden zu einem empfindlichen Thomson'schen Spiegelgalvanometer ableitete. Die Ableitungsstrecke betrug 0,5—1 cm. Der Magen wurde entweder in situ belassen (nach Zerstörung des Zentralnervensystems) oder herausgeschnitten und auf eine Glasplatte gelegt. Mägen, die von kräftigen Exemplaren stammen (die Untersuchung wurde während der Frühjahrsmonate und zu Beginn des Sommers ausgeführt), sind dann meistens tonisch kontrahiert. Dieser Zustand dauernder Kontraktion, in dem sich, soweit man es sehen kann, die gesamte Muskulatur des Magens befindet, wird unterbrochen durch den Ablauf peristaltischer Wellen, die in mehr oder weniger ausgeprägtem Rhythmus über den Magen hinlaufen; sie entstehen in der Regel am Übergang des Magens in den Ösophagus oder am Übergang des Cardiateiles in den Pylorusteil und laufen je nach ihrer Stärke vom Orte ihres Entstehens über den ganzen Magen bis zum Pylorus hinab oder erlöschen bereits in mehr oder weniger grosser Entfernung vor dem Pylorus. Wird nun von einem tonisch kontrahierten Magen zum Galvanometer abgeleitet, so führt der Magnet rhythmische Schwankungen um seine Ruhelage aus. Bei Zimmertemperatur hatte eine ganze Schwankung bei dem oben angegebenen Elektrodenabstand eine Dauer von 1—1½ Minute. Treten nun unter diesen Umständen spontan oder auf Reize (mechanische oder elektrische) peristaltische Bewegungen auf, so bleiben diese Schwankungen be-

stehen; zuweilen werden die Ausschläge auch nach beiden Seiten hin grösser. In allen Fällen aber lässt sich feststellen, dass die Schwankungen nun isochron mit den Kontraktionswellen ablaufen, und zwar in der Weise, dass sich die kontrahierte Stelle negativ zu der erschlafften verhält. Es entspricht also dann jeder peristaltischen Welle ein diphasischer Aktionsstrom unter der Voraussetzung, dass die Kontraktionswelle nicht innerhalb der Elektrodenstrecke erlischt. Leider ist man bei der Beobachtung dieser Erscheinung in hohem Grade von der Beschaffenheit des Materiales abhängig. In den späteren Sommermonaten war der Magen der Versuchstiere zumeist nicht mehr in dem gewünschten Zustande tonischer Kontraktion, und auch an Präparaten, welche eine wohlausgebildete spontane Peristaltik zeigten, liess sich dann die elektromotorische Wirkung nicht mit voller Deutlichkeit beobachten. Winterfrösche erwiesen sich gleichfalls als ungeeignet. Da sich eine genauere Kenntnis des zeitlichen Verlaufes sowie der Grösse der elektromotorischen Kraft dieser Aktionsströme nur mit vollkommneren Methoden gewinnen lässt, so beabsichtige ich, meine Untersuchung in dieser Beziehung noch zu erweitern, sobald mir geeignetes Material wieder zur Verfügung steht.

Ein in vieler Hinsicht sehr günstiges Objekt zum Studium der elektromotorischen Wirkungen der glatten Muskulatur fand ich im Muskelmagen der Vögel.

Über die mechanischen Leistungen des Magens der Vögel sind wir vor allem durch die Untersuchungen von Mangold<sup>1)</sup> unterrichtet worden, der die verschiedensten Vogelarten (Huhn, Krähe, Dohle, Bussard) in den Kreis seiner Untersuchungen einbezogen hat. Bei allen Arten fand Mangold den Magen in rhythmischer Bewegung begriffen, jedoch ist dieser Rhythmus seiner Frequenz nach verschieden, und auch durch den Einfluss bestimmter Reize (Vagusreizung, mechanische Reizung, Hunger, Fütterung) in sehr verschiedener Weise beeinflussbar. Am empfindlichsten zeigt sich der Magen des Huhnes; hier wird der Magenrhythmus nach den meisten Eingriffen

---

1) Mangold, Der Muskelmagen der körnerfressenden Vögel, seine motorischen Funktionen und ihre Abhängigkeit vom Nervensystem. Pflüger's Arch. Bd. 111 S. 163. 1906. — Über den Einfluss verschiedenartiger Fütterung auf die Bewegungen des Hühnermagens. Zentralbl. f. Physiol. Bd. 23. — Die Magenbewegungen der Krähe und Dohle und ihre Beeinflussung vom Vagus. Pflüger's Arch. Bd. 138 S. 1. 1911. — Die funktionellen Schwankungen der motorischen Tätigkeit des Raubvogelmagens. Pflüger's Arch. Bd. 139 S. 10. 1911.

verlangsamt oder auch völlig unterbrochen. Bei der Krähe ist diese Empfindlichkeit viel geringer entwickelt, und noch weniger ausgeprägt erscheint sie beim häutigen Magen des Bussard. Der direkten Beobachtung sind die Kontraktionen des Vogelmagens unzugänglich, da bei Eröffnung der Bauchhöhle die Bewegungen sofort dauernd gehemmt werden; man ist vielmehr ausschliesslich bei der Untersuchung der Magenbewegung der Vögel auf die Ballonsondermethode angewiesen.

Ich stellte die ersten Versuche am herausgeschnittenen überlebenden Hühnermagen an, in der Absicht, durch lokale Reize Kontraktionen einzelner Muskelpartien und damit auch elektromotorische Wirkungen zu erzielen. Hierbei ergab sich nun das überraschende Resultat, dass bei Ableitung des vollkommen in Ruhe befindlichen herausgeschnittenen Hühnermagens zum Saitengalvanometer die Saite rhythmische, allerdings oft nur eben merkbliche Schwankungen ausführte. Um die Natur dieser Schwankungen eingehender beobachten zu können, erwies es sich als notwendig, den Magen in möglichst intaktem Zustande, also bei erhaltener Zirkulation, zu untersuchen. Zu diesem Zwecke wird das Versuchstier curaresiert, und nach Einleitung der künstlichen Atmung wird die Bauchhöhle so weit als möglich eröffnet. Bei grösseren Vogelarten (Huhn, Ente) wird so der Magen ohne weiteres zugänglich. Bei Tauben muss man ausserdem einen *M. pectoralis* vom Brustbeinkiel abtrennen und das Sternum der Länge nach durchschneiden, da hier der Magen vom Sternum fast vollkommen überlagert wird. Ferner empfiehlt es sich, bei Tauben zwischen Leber und Herz ein Glasplättchen, etwa einen Objektträger von gewöhnlicher Grösse, möglichst tief einzuführen, wodurch, wie ich mehrfach beobachtete, Aktionsströme von seiten des Herzens, die die Untersuchung eventuell stören könnten, abgehalten werden. Der Magen wird nun unter Schonung seiner Blutgefässe von dem ihn umhüllenden Fettgewebe befreit und möglichst schonend aus der Bauchhöhle hervorgezogen. Ein Stück dem unteren Zwischenmuskel anhaftendes Fettgewebe wird mit dem Magen in Verbindung gelassen und dient zur Befestigung des Magens an einem Klemmstativ. Die Luftsäcke der Bauchhöhle werden möglichst vollständig zerstört, um eine passive Bewegung des Magens bei der Atmung zu vermeiden. Werden so vorbereitete Tiere in einen mit Feuchtigkeit gesättigten Wärmekasten gebracht, so können sie stundenlang am Leben erhalten werden, ohne dass die Blutzirkulation irgendwelche

Störungen erleidet. Zur Ableitung dienten unpolarisierbare Pinsel-elektroden. In den meisten Fällen wurde symmetrisch von den beiden seitlichen Flächen des vorderen Hauptmuskels abgeleitet, und zwar zwischen den Sehnenspiegeln und dem oberen Zwischenmuskel; wurde vom hinteren Hauptmuskel abgeleitet, so wurden die Flächen zwischen den Sehnenspiegeln und dem unteren Zwischenmuskel gewählt. Bei diesen beiden Ableitungsformen liegen möglichst viele Faserzüge mit ihrer Längsachse parallel zu der Verbindungslinie der Elektrodenspitzen<sup>1)</sup>. Als fast ebenso günstig erwies sich, vor allem auch am herausgeschnittenen Magen, die Ableitung von beiden Zwischenmuskeln, als weniger geeignet die Ableitung von beiden Sehnenspiegeln oder unsymmetrische Ableitungen.

Als Galvanometer diente ein kleines Edelmann'sches Saitengalvanometer mit einer Platinsaite, die zumeist ziemlich stark gespannt war.

Leitet man unter den soeben beschriebenen Bedingungen vom Magen ab, der nach Eröffnung der Bauchhöhle bei Hühnern, Tauben und Enten keine sichtbaren Bewegungen mehr ausführt, sich vielmehr in einem Zustande tonischer Kontraktion befindet, so erhält man in allen Fällen deutliche Stromschwankungen. Bei photographischer Registrierung ergibt sich eine Kurve von charakteristischer Beschaffenheit (Fig. 1—4, 7). Beim Einschalten zeigt sich, dass ein Bestandstrom vorhanden ist, dessen Stärke und Richtung je nach Art der Ableitung, nach der Grösse des Magens und nach nicht näher analysierbaren Faktoren verschieden ist, der aber bei ein und derselben Ableitung sich in der Regel über lange Zeit nicht verändert. Die aufgenommene Kurve lehrt nun ebenso wie die subjektive Beobachtung der Saite, dass die Saite nie zur Ruhe kommt, sondern um das durch den Bestandstrom gegebene Niveau nach beiden Saiten hin Schwankungen ausführt. Diese Schwankungen können bezüglich ihrer Grösse als ihres zeitlichen Verlaufes sehr verschieden sein. Die Grösse einer einzelnen Schwankung entspricht einer Potentialdifferenz, die selten mehr als  $\frac{1}{1000}$  D., in den meisten Fällen weniger beträgt. Bei der Taube beträgt die Frequenz der Schwankungen im Durchschnitt 90—140 pro Minute, beim Huhn 70—120, bei der Ente 80—130. Auch die Form der Schwankungen ist bei ein und derselben Kurve oft sehr verschieden. Nur selten sieht man Kurven, die man ohne weiteres

1) Vgl. hierzu Mangold, Pflüger's Arch. Bd. 111 Taf. II vor allem Abb. 5 und 6.

als Ausdruck diphasischer Aktionsströme ansehen könnte. Zumeist wechseln in unregelmässiger Reihenfolge grosse Schwankungen mit kleinen ab. Bei der komplizierten Anordnung der Muskelzellen in der Magenwand der Vögel ist es von vornherein unwahrscheinlich, dass man hier den Ablauf einzelner Erregungswellen feststellen kann. Die Schwankungen, die man mit Hilfe des Saitengalvanometers photographisch registrieren kann, werden vielmehr zumeist durch die Interferenz mehrerer Erregungswellen zustande kommen. Die oben angeführten Zahlen dürften daher nur ganz annäherungsweise die Zahl der Erregungswellen, die in Wirklichkeit die Muskulatur des tonisch kontrahierten Vogelmagens durchsetzen, erreichen.

Unter den wenigen bis jetzt an glattmuskeligen Organen beobachteten elektrischen Vorgängen sind die Aktionsströme des Retractor penis<sup>1)</sup> wohl am ehesten mit den soeben beschriebenen Erscheinungen vergleichbar. Es scheint sich geradezu um zwei völlig analoge Vorgänge zu handeln, da in beiden Fällen über ein tonisch kontrahiertes glattmuskeliges Organ fortdauernd Erregungswellen ablaufen. Häufig wiederholte Versuche, mittelst der Ballonsondierungsmethode auch an laparotomierten Vögeln eine, wenn auch noch so geringe Bewegung des Vogelmagens zu verzeichnen, blieben stets erfolglos. Über die Art des Erregungsablaufes während der spontanen rhythmischen Bewegung des Magens lässt sich also bei den von mir untersuchten Objekten nichts Bestimmtes aussagen, wir sind hier leider vorläufig auf Vermutungen angewiesen. Bei den von Fuchs<sup>2)</sup> am Sipunculusretraktor erhaltenen Strömen handelt es sich um Einzelaktionsströme, bei denen also eine Aktionsstromwelle einer Bewegung entspricht. Ebenso geht eine Ureterkontraktion mit einem Einzelaktionsstrom von allerdings komplizierterem Verlaufe einher<sup>3)</sup>. In allerletzter Zeit hat Dittler<sup>3)</sup> gezeigt, dass auch den spontanen peristaltischen Wellen von Aplysia Einzel-erregungen zugrunde liegen. Die von mir weiter oben am Froschmagen beschriebenen Erscheinungen sprechen in ganz demselben Sinne; auch hier entspricht einer peristaltischen Welle ein Aktionsstrom. Andere Verhältnisse finden wir beim Retractor penis des Hundes. v. Brücke spricht die Vermutung aus, dass die träge

---

1) v. Brücke, l. c.

2) Fuchs, l. c.

3) Dittler, Über den Erregungsablauf am Kropfe der Aplysia. Pflüger's Arch. Bd. 141 S. 527. 1911.

verlaufenden rhythmischen Spontankontraktionen dieses Muskels nicht Einzelkontraktionen, sondern Tonusschwankungen, d. h. also Tetani sind.

Nach Mangold<sup>1)</sup> beträgt die Dauer einer einzelnen „Magenrevolution“ (d. h. der aufeinanderfolgenden Kontraktion und Erschlaffung der Haupt- und Zwischenmuskeln) während normaler rhythmischer Tätigkeit beim Huhn 20—30 Sek., bei der mit der Taube ungefähr gleich grossen Dohle 15 Sek. Der Rhythmus der Bewegungen ist also ein unvergleichlich viel langsamerer als der Rhythmus der das tonisch kontrahierte Organ durchsetzenden Erregungswellen. Würde der elektrische Vorgang im Vogelmagen bei der Kontraktion in derselben Weise verlaufen wie im Froschmagen, so müsste der Ablauf der einzelnen Erregungswellen ganz unverhältnismässig verlangsamt werden, oder es müsste noch eine zweite Art von Aktionsströmen auftreten. Eine viel grössere Wahrscheinlichkeit hat daher die Annahme für sich, dass jede einzelne spontane Kontraktion des Vogelmagens mit einer Summe von Aktionsströmen einhergeht, dass also eine derartige Kontraktion in diesem Sinne einem Tetanus vergleichbar ist, ebenso wie dies Brücke von den Tonusschwankungen des Retractor penis annimmt.

Allerdings ist andererseits nicht anzunehmen, dass die Aktionsströme während des Ablaufes von Kontraktionen sich überhaupt nicht verändern. Ob sich nun diese Veränderung lediglich auf die Stärke der Aktionsströme oder aber auch auf ihren zeitlichen Verlauf bezieht, darüber lässt sich zurzeit nichts Bestimmtes aussagen.

In zahlreichen Versuchen wurde das periphere Ende des am Halse präparierten und durchschnittenen *N. vagus* mit Induktionsströmen gereizt (vgl. Fig. 5 und 8). Der Erfolg war stets eine charakteristische Veränderung des Elektrogrammes. Nach einer ca. 0,25 Sek. betragenden Latenzzeit, nach Beginn der Reizung, ändert sich das Niveau, in welchem die Saite die rhythmischen Schwankungen ausführt, und diese Veränderung bleibt während der ganzen Dauer der Reizung erhalten. Es muss also die Potentialdifferenz zwischen den beiden Ableitungsstellen sich erheblich ändern. Nach Schluss der Reizung erreicht die Saite mehr oder weniger schnell das vorher innegehabte Niveau wieder; öfters geht sie dabei erst für einige Sekunden in entgegengesetztem Sinne über dieses Niveau hinaus.

---

1) Mangold, l. c.

Dass sich ein bestimmter Teil der Magenmuskulatur während der Vagusreizung stark negativ, ein anderer positiv verhält, habe ich nicht feststellen können. Sowohl bei Ableitung vom vorderen

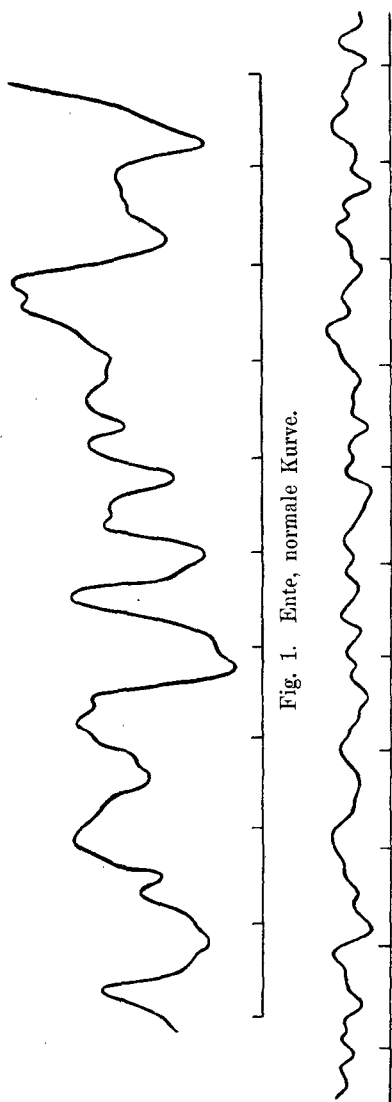


Fig. 1. Ente, normale Kurve.

Fig. 2. Dasselbe bei stärker gespannter Saite.

als vom hinteren Hauptmuskel entspricht der Ausschlag während der Reizung einmal einer Negativität der linken, ein anderes Mal einer Negativität der rechten Seite. Ebenso wechselnd ist das Verhalten bei Ableitung von beiden Zwischenmuskeln. Bei Ableitung von den Sehnenspiegeln habe ich während der Reizung in einem Falle zuerst eine starke Negativität der linken, dann der rechten Seite beobachten können. Im Verlaufe einer Vagusreizung bleibt die Saite durchaus nicht immer in derselben Entfernung von ihrem ursprünglichen Niveau (natürlich abgesehen von den rhythmischen Stromschwankungen) (vgl. Fig. 10). Das Elektrogramm beschreibt vielmehr eine mehr oder weniger stark gekrümmte Kurve. Auch der nicht gereizte Magen gibt zuweilen derartige dann ganz langsam verlaufende Niveauschwankungen, deren Dauer 1 Minute und mehr betragen kann. Alle diese Tatsachen sprechen dafür, dass während

der Vagusreizung der Tonus in den einzelnen Teilen der Magenmuskulatur in verschiedener zeitlicher Reihenfolge verändert wird.

Auch die einzelnen rhythmischen Stromschwankungen werden durch die Vagusreizung verändert, sowohl in bezug auf ihre Grösse



als auf ihre Dauer. In charakteristischer Weise ändert sich vor allem die Grösse dieser Schwankungen sofort nach Beginn und sofort nach Schluss der Reizung (Fig. 8). In beiden Fällen sieht man das Auftreten sehr erheblicher Schwankungen, wie man sie am ungereizten Magen nur in seltenen Fällen beobachten kann. Die Zahl dieser starken Schwankungen und ihre Grösse nimmt mit wachsender Reizstärke zu; in der Regel treten zu Beginn der Reizung die grossen Schwankungen nur so lange auf, als die Saite noch nicht das der Reizung entsprechende Niveau erreicht hat, und ebenso hören andererseits die nach Schluss der Reizung entstehenden grossen Schwankungen dann auf, wenn die Saite wiederum auf ihrem ursprünglichen Niveau angelangt ist. Es ist daher in vielen Fällen nicht ersichtlich, ob tatsächlich die Grösse dieser Schwankungen dadurch bestimmt wird, dass die Stärke der einzelnen Aktionsströme zunimmt, oder ob die Grösse der Schwankungen nur vorgetäuscht wird, weil die Saite sehr rasch ein anderes Niveau einnimmt. In anderen Fällen wieder sieht man deutlich, dass in der Tat die Grösse jeder einzelnen Schwankung erheblich zunimmt. Wird nach dem Auftreten dieser grossen, zu Beginn fast jeder Vagusreizung auftretenden Schwankungen die Reizung noch weiter fortgesetzt, so kann nun die Saite auf dem neuen der Reizung entsprechenden Niveau Schwankungen ausführen, die sich in keiner Weise von den Stromschwankungen, die der ungereizte Magen liefert, unterscheiden. Zuweilen bleiben die Schwankungen während der ganzen Dauer der Reizung umfangreicher, in vereinzelt Fällen wurden sie dagegen kleiner. Ebenso inkonstant ist der Einfluss der Vagusreizung auf die Frequenz der rhythmischen Stromschwankungen. Der Rhythmus kann derselbe wie vor der Reizung bleiben, er kann aber auch beschleunigt oder verlangsamt werden. So stieg beispielsweise bei einem Versuch die Zahl der Wellen von 112 in der Minute vor der Reizung auf 145 in der Minute während der Reizung, in einem anderen Falle betrug sie während der Reizung 57 gegen 100 vor der Reizung. Aus allen diesen an einem grossen Material (22 Tauben, 8 Hennen, 2 Enten) gewonnenen Tatsachen geht hervor, dass man nur selten zwei während einer Vagusreizung aufgenommene Elektrogramme findet, die in jeder Beziehung einander gleich sind. Die konstantesten Erscheinungen sind die Veränderung des Niveaus der Saite und das Auftreten grosser Schwankungen zu Beginn und nach Schluss der Reizung.

Durch die Untersuchungen Mangold's wissen wir, dass die Vagi sowohl einen hemmenden als einen fördernden Einfluss auf den Rhythmus der spontanen Magenbewegungen ausüben. Die Erscheinungen, welche wir am Elektrogramm bei Vagusreizung beobachten, lassen sich gleichfalls nur in diesem Sinne erklären. Ebenso wie periphere Vagusreizung meist erregend auf den Rhythmus der Bewegungen einwirkt, wirkt sie meist auch fördernd auf die rhythmischen Erregungswellen des tonisch kontrahierten Magens, wie sich aus der oft erheblichen Grössenzunahme dieser Wellen folgern lässt. Neben dieser inotropen Wirkung auf die Erregungswellen ist zumeist auch eine chronotrope Wirkung (positiv oder negativ) festzustellen.

Zahlreiche Versuche, eine Beeinflussung des Magenelektrogrammes durch zentrale Vagusreizung (bei intaktem zweitem Vagus) zu beobachten, hatten bis jetzt kein eindeutiges Resultat.

Beiderseitige Vagusdurchschneidung führt stets zu einer Verlangsamung des Rhythmus, die jedoch mehr oder weniger erheblich sein kann (Fig. 6 und 9). So sank z. B. bei einer Taube die Frequenz von 170 in der Minute vor der Durchschneidung auf 41, bei einer anderen von 72 auf 20, bei einer Henne von 115 auf 45. Die einzelnen Schwankungen sind nach der doppelseitigen Vagotomie in der Regel bedeutend grösser und viele kleine Erhebungen und Zacken der Kurve fallen weg. Es werden also nach doppelseitiger Vagotomie weniger Aktionsstromwellen interferieren. Diese Tatsachen stehen in voller Übereinstimmung mit den Ergebnissen Mangold's, welcher fand, dass die Durchschneidung beider Vagi den Rhythmus der Magenbewegungen verlangsamt.

Es besteht also ein weitgehender Parallelismus in der Wirkung des Vagus auf die rhythmischen Aktionsstromwellen einerseits und die rhythmischen Spontankontraktionen andererseits. Mit grosser Wahrscheinlichkeit lässt sich daher annehmen, dass der Rhythmus der Aktionsstromwellen und der der Kontraktionen bis zu einem gewissen Grade demselben Erregungsvorgang ihren Ursprung verdanken. Die weiter oben ausgesprochene Vermutung, dass einer einzelnen Spontankontraktion des Vogelmagens mehrere Erregungswellen entsprechen, dass es sich dabei also um einen diskontinuierlichen Erregungsvorgang handelt, erhält hierdurch eine wesentliche Stütze.

Wie schon oben erwähnt wurde, lassen sich auch am herausgeschnittenen Muskelmagen die rhythmischen Stromschwankungen

noch feststellen (Fig. 11). Allerdings nimmt der Umfang der Wellen sehr rasch erheblich ab. Die Frequenz ist am herausgeschnittenen Magen natürlich in derselben Weise verlangsamt wie nach doppelseitiger Vagotomie. Durchtrennung der Magenmuskulatur in den verschiedensten Richtungen hebt die rhythmischen Aktionsströme nicht auf, sowohl an dem in situ befindlichen als am herausgeschnittenen Magen (Fig. 16). Der Rhythmus der Magenmuskulatur entsteht also in der Magenwand selbst, und zwar scheint jede Gegend der Magenmuskulatur imstande zu sein, selbst der Ausgangspunkt rhythmischer Aktionsströme zu werden.

Zu einigen Versuchen gebrauchte ich Tiere (2 Tauben, 1 Henne), welche über 48 Stunden vor Beginn des Versuches kein Futter mehr erhalten hatten. In keinem Falle liess sich eine Beeinflussung der rhythmischen Erregungswellen durch den Hungerzustand feststellen, ja eine Taube zeigte sogar besonders erhebliche Stromschwankungen (vgl. Fig. 7—11).

Nach Mangold wird der Rhythmus der Magenbewegung durch Hungern bei verschiedenen Vogelarten in sehr verschiedener Weise beeinflusst. Beim Huhn tritt im Hungerzustand stets eine Verlangsamung auf, während nach Fütterung der Rhythmus beschleunigt wird. „Dass diese Regulation der Magenfunktion in erster Linie oder ausschliesslich dem Einflusse der Vaguszentren zuzuschreiben ist, scheint daraus hervorzugehen, dass nach Vagusdurchschneidung eine Beschleunigung des Rhythmus nicht mehr zu erzielen war.“ Im Gegensatz hierzu konnte Mangold bei der Krähe und Dohle keine Veränderung des Rhythmus im Hungerzustand nachweisen. In seiner letzten Arbeit über den Bussardmagen weist Mangold besonders „auf die geringen Veränderungen des Rhythmus im Gegensatz zu den grossen Veränderungen der Stärke der Magenbewegungen unter verschiedenen chemischen Einflüssen wie durch den jeweiligen Verdauungszustand“ hin. „Auch beim völlig leeren Magen scheint eine im gewöhnlichen Rhythmus ablaufende, wenn auch bezüglich der Intensität nur sehr geringe Tätigkeit vorhanden zu sein.“ „Es erhebt sich die Frage, ob nicht hier (beim Bussard) wie bei anderen Tieren und dem Menschen, bei denen wir von einem vollkommenen Stillstande der Magenbewegungen im Hungerzustande sprechen, doch noch eine minimale rhythmisch automatische motorische Tätigkeit dauernd fortbesteht.“ „Biologisch und physiologisch scheint mir die Annahme einer minimalen rhythmischen Bewegungstätigkeit des

Magens auch im Hungerzustande viel für sich zu haben. Die peripheren Zentren der Magenbewegung werden um so leichter auf die mechanischen und chemischen Reize der Nahrungszufuhr ansprechen und mit Erhöhung der Kraft der Kontraktionen antworten, und um so schneller wird die aufgenommene Nahrung nutzbar für den Organismus.“ Diese Vermutungen Mangold's gewinnen durch die oben angeführten Tatsachen, dass in der Magenwand ständig rhythmische Aktionsstromwellen entstehen, die durch den Hungerzustand nicht beeinflusst werden, ganz erheblich an Wahrscheinlichkeit; man wird in diesen Tatsachen geradezu einen Beweis für die Richtigkeit der Mangold'schen Anschauungen finden können. Insofern dürfte auch an diesem Organ die Methode der elektrophysiologischen Untersuchung uns einen tieferen Einblick in das Wesen des Erregungsvorganges geben, und dürfte das, was wir durch das Studium der mechanischen Vorgänge wissen, ergänzen.

In einem Versuche wurde der Einfluss der Vagi nicht durch Durchschneidung, sondern durch Bepinselung beider Vagusstämme mit 1 %iger Nikotininlösung ausgeschaltet. Auch hier trat sofort eine erhebliche Verlangsamung des Rhythmus (135 pro Minute vor der Bepinselung, 100 nach der Bepinselung) hervor, wobei die einzelnen Schwankungen an Grösse zunahmen. Noch viel deutlicher kam diese Wirkung zutage, als nun 0,5 ccm 1 %ige Nikotininlösung in den M. pectoralis injiziert wurde. Es erfolgten darauf über einen Zeitraum von etwa 10 Minuten ca. 64 sehr grosse Wellen pro Minute. Nach weiteren 10 Minuten waren die Wellen wieder viel kleiner geworden und die Frequenz auf 110 gestiegen. Stärkere Nikotinvergiftung rief nun keine deutliche Beeinflussung des Elektrogramms hervor, bis das Versuchstier infolge der Vergiftung starb. Nach Aufhören der Herztätigkeit wurden auch die Zacken des Magen-elektrogrammes zusehends kleiner und verschwanden rasch vollkommen.

Äthernarkose, und zwar Inhalationsnarkose, welche nach Mangold die Bewegungen des Hühnermagens hemmt, beeinflusst auch den Rhythmus der Aktionsströme in hohem Grade. Schon bei sehr geringen Dosen tritt fast sofort eine sehr rasche Abnahme in der Grösse der Aktionsstromwellen auf, und man muss ausserordentlich vorsichtig verfahren, wenn man die Wellen nicht sofort zum völligen Verschwinden bringen will. Eine Veränderung der Frequenz konnte während der Narkose nicht festgestellt werden. In seiner letzten

Veröffentlichung über die Narkoselähmung des Magens lässt Mangold<sup>1)</sup> die Frage noch offen, „ob nicht die lähmende Wirkung der Inhalationsnarkose auf die Motilität des Magens eine vorwiegend periphere ist und direkt am Muskel- und Nervensystem desselben angreift“.

Die ausserordentlich energische, sofortige Beeinflussung der Aktionsströme spricht sehr für die Annahme einer vorwiegend peripheren Wirkung der Inhalationsnarkose.

### Zusammenfassung.

Die wesentlichsten Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung sind folgende:

Über den tonisch kontrahierten Muskelmagen der Vögel laufen ständig rhythmische Aktionsstromwellen hin, und zwar sowohl bei in situ befindlichem, als bei herausgeschnittenen (überlebenden) Magen oder Teilen desselben. Der Rhythmus der Magenmuskulatur entsteht also in der Magenwand selbst. Reizung und Durchschneidung des Vagus zeigen, dass der Vagus diesen Rhythmus in chronotroper und inotroper Weise beeinflusst.

---

### Tafelerklärung.

Die Zeitmarkierung gibt Sekunden an.

#### Tafel III.

- Fig. 3. Henne, normale Kurve, Ableitung vom vorderen Hauptmuskel.  
Fig. 4. Taube, dasselbe.  
Fig. 5. Henne, Ableitung vom vorderen Hauptmuskel, periphere Vagusreizung links (15 cm R.-A.).  
Fig. 6. Taube, beiderseits vagotomiert, Ableitung vom vorderen Hauptmuskel, die kleinen Zacken sind durch die Aktionsströme des Herzens bedingt.

#### Tafel IV.

Die Figuren 7—11 sind um die Hälfte verkleinerte Reproduktionen von genauen Durchzeichnungen der Originalphotographien. Die in Fig. 7—11 wiedergegebenen Kurven wurden sämtlich von ein und demselben Vogel erhalten.

---

1) Mangold, Die Lähmung des Magens durch die Inhalationsnarkose. Münchener mediz. Wochenschr. 1911 Nr. 35.

Fig. 7. Taube, normale Kurve, Ableitung vom vorderen Hauptmuskel.

Fig. 8. Taube, periphere Vagusreizung links (10 cm R.-A.), Ableitung vom vorderen Hauptmuskel. (Die Saite war stärker gespannt als bei der Aufnahme von Fig. 7.)

Fig. 9. Taube, beiderseits vagotomiert, Ableitung vom vorderen Hauptmuskel.

Fig. 10. Taube, Ableitung von der oberen Hälfte des hinteren Hauptmuskels, nachdem der Magen in der Mitte in transversaler Richtung durchschnitten worden war.

Fig. 11. Taube, Ableitung vom oberen Zwischelmuskel des herausgeschnittenen und in transversaler Richtung halbierten Magens, 15—20 Minuten nach Herausnahme des Magens.